Die Keimung und Entwicklungsgeschichte der Wacholdermistel, Arceuthobium Oxycedri, auf Grund durchgeführter Kulturen geschildert

Vor

E. Heinricher

(Mit 3 Tafeln und 5 Textfiguren)

Aus dem botanischen Institut der Universität Innsbruck

(Vorgelegt in der Sitzung am 29. April 1915)

Vorwort.

In dieser Abhandlung beschränke ich mich darauf, den Entwicklungsgang des Schmarotzers, so wie er außerhalb der Nährpflanze verläuft und schon mit freiem Auge, zumeist aber nur mit der Lupe verfolgt werden kann, zu schildern. In einer folgenden Arbeit sollen dann die parallelgehenden Vorgänge im Innern der Nährpflanze, die Entwicklung und Tätigkeit des intramatrikalen Teiles, behandelt werden.

Die schönen Erfolge dieser Untersuchungen verdanke ich aber mehrfach geübter, treuer Beihilfe, für die ich auch hier herzlichen Dank sagen möchte. Zunächst entrichte ich solchen meinem gewesenen Schüler, Dr. Karl Hofeneder, Professor am Gymnasium zu Kalksburg, dessen Vermittlung ich es verdanke, daß mir durch Jahre im Laufe des Dezembers Triebe des Arceuthobium mit Beeren aus Puzzole in Istrien übersandt wurden, die also das nötige Material zu den Kulturen und Versuchen lieferten.

Rühmend muß ich aber auch unseres verläßlichen und pflichttreuen Gehilfen am Botanischen Garten, Joh. Riegl,

gedenken, der, wenn die Beerensendung eingelangt war, durch Tage der mühevollen Aufgabe oblag, eingetopfte *Juniperus*-Pflanzen mit den winzigen Samen zu belegen, deren er oft über hundert pro Pflanze anbaute.

Endlich wurden meine Untersuchungen in sehr wirksamer Weise durch Fräulein Paula Würtele, wissenschaftliche Hilfsarbeiterin am Botanischen Institut, unterstützt. Das Fräulein führte die Signierung der Keimlinge durch, besorgte das Protokoll über jeden einzelnen *Juniperus*-Stock und hat die anschaulichen Bilder verfertigt, die vorliegen. Sie boten um so größere Schwierigkeit, als sie bei der Kleinheit des Objektes unter Benutzung der Lupe entworfen werden mußten: auch war es notwendig, behufs Schonung der Keimlinge diese zumeist am *Juniperus*-Stocke zu belassen, was das Arbeiten wesentlich erschwerte.

Nach Vollendung meiner Untersuchungen und im Begriffe, sie niederzuschreiben, ist mir im Verfolg der Literatur eine Arbeit von G. J. Peirce bekannt geworden: »The dissemination and germination of Arcenthobium occidentale Eng. (Annals of Botany, Vol. XIX, 1905), in der die Keimung einer anderen Arcenthobium sp. nach Funden im Freilande, am natürlichen Standorte, beschrieben ist. In künstlicher Kultur gelang dem genannten Forscher die Keimung nicht: »But I have not been able to grow the plants at Stanfort University.«1 Infolgedessen entfällt auch jede Schätzung über das Alter der dargestellten Keimlinge. Auch scheinen zwischen beiden Arten in mehrfacher Beziehung bemerkenswerte Unterschiede vorhanden zu sein, besonders im Verhalten des intramatrikalen Parasiten, den ich erst in einer folgenden Abhandlung darstellen werde. So erscheint die Veröffentlichung meiner Studien trotz Peirce's Abhandlung vollends gerechtfertigt.

Die Keimung und die Keimungsbedingungen.

Über »besondere Keimungsbedingungen«, welche die Samen von Arceuthobium Oxycedri beanspruchen, habe ich

¹ p. 5 heißt es: *As all attempts at experimental germinations have hitherto failed.

in einer eigenen Mitteilung¹ schon berichtet. Kurz sei hier auf das Wesentliche hingewiesen. Es ergab sich, daß die Samen, so wie die der Mistel, des Lichtes zur Keimung bedürfen, daß sie aber nicht wie Mistelsamen auf Glasplatten zur Keimung zu bringen sind, wohl aber auf totem organischen Material, wie Brettchen aus Fichtenholz oder schwedischem Filterpapier. Auf letzterem erfolgt die Keimung besonders gut und es ist wahrscheinlich, daß von dem Substrat ein chemischer Anreiz zur Keimung ausgeht, daß Cellulose einen solchen Reizstoff darstellt.² Die allgemeinen Keimungsbedingungen sind: eine relative Luftfeuchtigkeit von 70 bis 80%, eine Temperatur um 20° C. Genauer wurde die nötige Temperatur nicht ermittelt. Der in meinem Versuchsraum vorgekommene nächtliche Temperaturabfall bis zum Minimum von 2.5° C. brachte jedenfalls keinen Schaden. Die Kulturen ergaben, daß die Bedingungen, wie sie ein Kalthaus bietet, zur Aufzucht von Pflanzen geeignet sind.

Die Keimung tritt zu recht wechselnder Zeit ein, was sich ja aus der ungleichen Reifung der Beeren erklärt.³ Die früheste fiel auf den 20. Jänner, im Februar und besonders im März erfolgten die meisten; doch wurden auch im Mai noch welche beobachtet und wahrscheinlich sind einzelne noch später aufgetreten. Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse werden hier neben inneren Faktoren einen maßgebenden Eintluß üben.

¹ E. Heinricher, Über besondere Keimungsbedingungen, welche die Samen der Zwergmistel, Arceuthobium Oxycedri (D.C.) M. Bieb., beanspruchen (Zentralblatt für Bakteriologie und Parasitenkunde, II. Abt., Jahrg. 1914, p. 705).

² Peirce sagt zwar p. 104, l. c.: »The ,seeds' of Arceulhobium occidentale will germinate on anything, if they will germinate at all«, doch kann daraus nicht auf die Unrichtigkeit meiner oben wiedergegebenen Anschauung geschlossen werden. Alle Substrate, auf denen Peirce Keimlinge in freier Natur beobachtete, waren organischer Natur; so Kiefernnadeln, lebende und abgestorbene Zweige von Bäumen und Sträuchern, endlich Bretter eines Zaunes.

³ Vgl. darüber meine vorangehende Abhandlung in diesen Berichten.

Die Aufzucht des Arceuthobium Oxycedri aus Samen; Verfolg der Entwicklung.

Der erste 1910 eingeleitete Versuch mißlang, woran wohl das in nicht guter Verfassung eingelangte Material (Beeren nicht genügend reif) und seine Spärlichkeit Schuld tragen dürften.

Ein zweiter wurde im Dezember 1911 vorgenommen. Am 15. langten abgeschnittene Triebe mit Beeren aus Puzzole in Istrien ein, zwischen dem 16. und 20. Dezember wurde die mühsame Arbeit des Übertragens der kleinen Samen an das Sproßwerk eingetopfter *Juniperus*-Pflanzen vollzogen. Belegt wurden sechs Stöcke, je mit zirka 100 Samen. Beabsichtigt war, hierzu *Juniperus Oxycedrus* und *J. communis* heranzuziehen, denn es ist ja schon lange bekannt, daß der Parasit auch auf dieser und noch anderen *Juniperus*-Arten gedeiht. In unseren Kalthäusern befanden sich einige als *J. Oxycedrus* bezeichnete Pflanzen; nachträglich konnte ich aber feststellen, daß die Benennung falsch war und daß dieselben nur einer Form des *J. vulgaris* angehörten, vermutlich jener, die Ascherson und Gräbner als *intermedia* und als Unterabart *scompressa* bezeichnen.

Die Aussaat erfolgte also auf die Pflanzen I, II und III, gewöhnlichen *J. communis*, und IV, V und VI. Pflanzen der Form *intermedia*, *compressa*.

Diese Kultur gab einigen Erfolg, aber einen recht ungleichmäßigen. Auf einzelnen Pflanzen wurden keine Keimungen beobachtet (II, V), auf anderen nur eine oder zwei (I, III), während auf zweien solche reichlicher, 13 auf VI, 18 auf IV, auftraten. Die Erklärung dafür mag darin zu suchen sein, daß das Saatmaterial nur teilweise gut war. Einzelne Triebe enthielten reichlicher gut gereifte Beeren und wo diese zur Verwendung kamen, führten sie auch zu besserem Erfolg.

¹ Das Vorkommen auf Juniperus communis wird sehon in der →Flore de France« von Grenier und Gordon erwähnt. Ascherson und Grähner Synopsis der mitteleuropäischen Flora« (Bd. IV, p. 68) erwähnen als ausnahmsweise Träger des Parasiten auch Juniperus phoenicea, J. Sabina und J. drupacea.

Die ersten Keimungen gelangten auf VI am 26. März zur Beobachtung. Ein erstes Keimungsstadium ist in Fig. 1, Taf. I, auf dem *Juniperus-*Zweige in natürlicher Größe (mit ∠ bezeichnet), in Fig. 2 bei zehnfacher Vergrößerung dargestellt. Der Same ist mit Schleimfäden an der Borke befestigt, das Hypokotyl ist ausgetreten, die braunen Zellen des Endokarps sind gelockert und es schimmert das ergrünte Endosperm durch.

Es ist, wie ich betonen will, völlig unberechtigt, dem Keime von Arceuthobium und aller Loranthaceen eine Wurzel zuzuschreiben. Die Embryonen aller sind wurzellos. Johnson,¹ der den Embryo im reifen Samen beschreibt, sagt: »Its radicle has no root-cap« und weiter »the endosperm-cells extend no further upwards than to the point at which the hypocotyledonary stem passes into the radicle«. Vergleicht man aber seine Abbildung (Fig. 10, Taf. X) oder die Figuren 5 auf Taf. II und 8 auf Taf. IV meiner voranstehenden Abhandlung, so ist in keiner Weise eine Grenze angedeutet, die Hypokotyl und Wurzel schiede und könnte eine solche nur völlig willkürlich angenommen werden. Das Ganze ist eben ein einheitliches Gebilde, eine Wurzel ist nicht angelegt und auch in keiner Weise angedeutet.

Fig. 3, Taf. I, zeigt einen ebenfalls am 26. März 1912 beobachteten und bei zehnfacher Vergrößerung gezeichneten Keimling. Er ist etwas älter als der in Fig. 2 und durch eine seitliche lappige Verbreiterung des Hypokotyls ausgezeichnet. Im allgemeinen sind in der Gestaltung der Keimlinge viele Verschiedenheiten zu finden. Wir wollen auf einiges erst bei Besprechung der zweiten Kulturreihe eingehen.

Vorerst verweilen wir bei den Ergebnissen der ersten. Zur Zeit der Räumung der Kalthäuser wurden auch die Juniperus-Stöcke mit den Arceuthobium-Keimlingen ins Freiland gebracht und dort wiederholt untersucht. Auf Juniperus IV z. B. war am 11. Juli die Höchstzahl vorhandener Keime, 18 Stück, festgestellt. Später erfolgte ein Rückgang; am

^{1 »} Arceuthobium Oxycedri«, Annals of Botany, II, 1888,89.

19. September wurden nur mehr neun vorgefunden und darunter einer mit mißfarbigem Hypokotyl. Anfangs Oktober erfolgte wieder die Übersiedlung in das Kalthaus und bei der Untersuchung am 12. Dezember 1912 wurde nur noch ein lebender Keim vorgefunden. Er wurde am gleichen Tage gezeichnet (vgl. Fig. 4, Taf. I). Wie man sieht, war das Hypokotyl mit seinem Scheitel der Achsel einer Blattnadel angepreßt und verlief dann im Bogen zum Samen hin, in dem das plumulare Ende noch geborgen war. Ich vermutete, daß dieser Keim intramatrikal eingedrungen sei und war daher unangenehm überrascht, bei der Revision im Jänner 1913 auch diesen Keim verschrumpft und eingetrocknet zu finden. Die Kultur schien also einen Mißerfolg gehabt zu haben. Wir wollen nun allerdings gleich feststellen, daß dies nicht der Fall war. Zu meiner Überraschung entdeckte ich am 4. Dezember 19131 auf Juniperus IV und auch auf VI je eine Arceuthobium-Pflanze und in der Folge erwuchsen auf ersterem 14, auf letzterem 11. Es wird eben der Embryo von Arceuthobium nur mehr zu Infektionszwecken gebildet. Die Infektion der Nährpflanze besorgt das Hypokotyl, welches ja auch die Hauptmasse des Embryos darstellt; das plumulare Ende mit den reduzierten Kotyledonen, überhaupt die ganze primäre Achse, erfährt niemals eine Weiterentwicklung zur Pflanze, alle Sprosse des Parasiten werden intramatrikal, als adventive Bildungen am Thallus des Parasiten, angelegt.

Dies ließ mich aber zunächst die folgende, sehr erfolgreiche Kulturreihe erkennen, die im Dezember 1912 angesetzt wurde.

¹ Die Pflanzen standen vom Ende des Frühlings bis zu dem Tag im Freien (Versuchsgarten), da die Kultur für mißglückt gehalten wurde. Die inzwischen erzielten Erfolge und Erfahrungen mit der im Dezember 1912 angelegten Versuchsreihe gaben Anlaß, auch die 1911er Kultur einer neuen Untersuchung zu unterziehen. Von da ab wurden die *Juniperus-*Stöcke IV und VI im Nordhause des Instituts gehalten, wie die der folgenden Versuchsreihe.

Am 12. Dezember 1912 war aus Istrien eine reiche Sendung sehr guten Beerenmaterials von Arceuthobium eingelangt. In den Tagen vom 12. bis 16. Dezember wurden damit sieben eingetopfte Juniperus-Stöcke besiedelt, pro Stock an 300 Samen ausgelegt. Die Juniperus-Pflanzen gehörten wieder zum Teil der Form Juniperus communis, intermedia, Abart compressa an (I, II und III), die übrigen waren gewöhnlicher Juniperus communis (IV, V, VI und VII).

Die Stöcke waren zunächst im Kalthaus untergebracht. Am 20. Februar 1913 wurde ein beträchtlicher Prozentsatz der

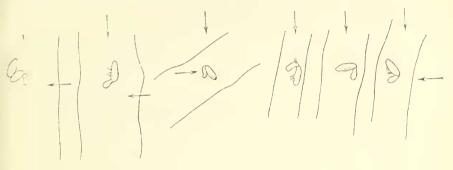


Fig. 1.

Skizze von Arcenthobium-Keimlingen, an denen der negative Phototropismus des Hypokotyls hervortritt (vierfach vergrößert).

Samen keimend vorgefunden, während anfangs Februar keine solchen gesehen wurden. Das Entwicklungsstadium mancher Keimlinge ließ aber schließen, daß Keimungen mindestens schon vor 8 Tagen eingetreten waren.

Der Juniperus V, auf dem besonders reichlich Keime vorhanden waren, verdorrte. An diesen Keimlingen konnte besonders gut die negativ phototrope Reaktion der Hypokotyle verfolgt werden. Die Textfig. 1 gibt bei vierfacher Vergrößerung einige Skizzen dafür; der Lichteinfall ist durch Pfeile angedeutet. Je nach der Lage der Samen auf den Wirtszweigen kam bald mehr das im Gewächshaus herrschende Oberlicht, bald mehr das Vorderlicht bei der Reaktion zur Wirkung; vielfach konnte man den Einfluß beider

beobachten.¹ Auch bei den auf Taf. I dargestellten Keimlingen sind die Abweichungen, die das Hypokotyl von der beim Austritt innegehabten Richtung vollzogen hat, ohne Zweifel fast durchgehends nur Folge seines negativen Phototropismus. Es sei insbesondere auf die Figuren 5 und 6 verwiesen. In Fig. 5 liegen zwei Keimlinge vor, die bei neunfacher Vergrößerung am 21. Oktober dargestellt wurden. Bei beiden ist das Hypokotyl lang ausgewachsen. Der eine Keim ist schon abgestorben, der zweite verfiel, wie aus dem Bilde verständlich wird, später dem gleichen Schicksal. Die negativ phototrope Reaktion lenkte das Hypokotyl von dem dünnen Sprosse in den Luftraum ab; es wuchs nicht gerade, sondern in schraubig-welligen Krümmungen.

Von größerem Interesse ist Fig. 6, erstens wegen der gleichsinnigen, offenbar negativ phototropischen Krümmung der Hypokotyle beider Embryonen, zweitens aber besonders wegen der zwei aus einem Samen hervorgegangenen Keime. Johnson hat in verdienstlicher Weise nachgewiesen, daß der placentare Höcker (»ovarian papilla«) von Arceuthobium stets zwei auf den Embryosack reduzierte Samenanlagen bildet. In der Regel findet sich im Samen aber nur ein Embryo. Johnson sagt p. 151: »I have never found more than one embryo.« Peirce fand bei A. occidentale einen Samen mit zwei Embryonen und bildet den betreffenden Längsschnitt in Fig. 14, Taf. IV, 1. c. ab. Die Abbildung zeigt die beiden Embryonen sehr ungleich entwickelt, den einen sogar sichtlich zurückgeblieben. Peirce hebt dies auch im Texte, p. 105, hervor und sagt »and only one could possibly have developed into a new plant«. Unsere Fig. 6 erweist nun, daß tatsächlich auch beide Embryosäcke entwicklungsfähige Embryonen auszubilden vermögen: jedenfalls ist dies aber selten, denn bei den vielen Hunderten von Keimlingen, die in meinen Kulturen beob-

¹ Auf Grund eines im Alkoholmaterial vorgefundenen Keimlings hat schon Johnson (l. c., p. 157) auf negativen Heliotropismus des Hypokotyls geschlossen und Peirce hat für Arccuthobinum occidentale, l. c., Taf. IV, einige Keimlinge (Fig. 15, 16, 17) mit solcher Reaktion des Hypokotyls abgebildet.

achtet wurden, gelangte dieser Fall nur zweimal zur Beobachtung.

Wie schon erwähnt, können die Keimlinge ein recht verschiedenes Aussehen zeigen. Ihr typisches anfängliches Aussehen geben die Skizzen in Textfig, 1; auch die zwei Embryonen, die in Fig. 6, Taf. I, abgebildet sind, können hier angeführt werden. Häufig aber kommen Verschiedenheiten nach zwei Richtungen vor, deren Extreme allerdings durch Übergänge verknüpft sind. Wir finden Keimlinge, deren Hypokotyl sehr kurz bleibt und früh eine gedrungene Form annimmt, und andere, die beträchtlich lang auswachsen. Für erstere gibt Fig. 3, Taf. 1, ebenso Fig. 7 einen Beleg. Der letztere ist schon ein alter, am 29. Oktober 1913 zehnfach vergrößert wiedergegebener Keim. Für die zweite Gruppe kann auf die in Fig. 5, Taf. I, Fig. 1 und 5, Taf. II, abgebildeten Keime verwiesen werden. Im allgemeinen kann man sagen, daß Keime mit lang ausgewachsenem Hypokotyl weniger Aussicht haben, Pflanzen zu ergeben. Diese Keimlinge sind solche, denen das Eindringen in den Wirt lange nicht gelang: manche erreichen das noch rechtzeitig, ebenso oft aber erschöpfen sie ihren Endospermvorrat, ohne das Ziel zu erringen. und gehen dann ein. Hingegen sind die kurz bleibenden, gedrungenen Keime meist solche, die in den Wirt schon Eingang gefunden haben.

Es muß nun darauf hingewiesen werden, daß sich die Keime von A. Oxycedri gegenüber denen des A. occidentale, über die Mitteilungen und Abbildungen von Peirce vorliegen, verschieden zu verhalten scheinen. Nach Peirce sollen die Hypokotyle (auch er gebraucht unrichtigerweise die Bezeichnung

¹ Hypokotyle von der Länge, wie sie der Keimling Fig. 5, Tal. 1, zeigt, gehören sicher zu den selten beobachteten. Hierbei muß man berücksichtigen. daß die Abbildung einer neunfachen Vergrößerung entspricht, daher in Wirklichkeit das Hypokotyl von A. Oxycedri kaum je 1 cm lang wird. Für A. occidentale gibt Peirce an, daß die Hypokotyle bis zu 3 cm Länge erreichen können. Es sind eben die Samen von A. occidentale und entschieden noch mehr die von A. robustum viel größer als die von A. Oxycedri. Wenn die Abbildung, die Mac Dougal in seiner Textfig. 1 vom Samen des A. robustum gibt, der natürlichen Größe entspricht (eine Angabe fehlt!), so ist derselbe entschieden größer als ein Mistelsame!

» Wurzel«: »The root does not appear to be geotropic« etc.), wenn ihr Längenwachstum gehemmt ist, ihren Scheitelpunkt zu einer dicken Haftscheibe ausbilden (»the root forms a thick holdfast«), ganz ähnlich also, wie wir es vom Keimling von Viscum album kennen (vgl. die Abbildungen Fig. 17, 18, 19, Taf. IV, und den schematischen Längsschnitt Fig. 13, Taf. III, bei Peirce). Andeutungsweise kann etwas Ähnliches auch bei A. Oxycedri vorkommen, insbesondere bei länger ausgebildeten Hypokotylen, die nach mehr oder minder gekrümmtem Verlauf den Spitzenteil an den Wirtsast anlegen. So gewahrt man eine etwas knopfartige Verdickung am apikalen Pol des Hypokotyls in Fig. 5 a, Taf. II, von dem aus sicher schon eine Infektion des Wirtsastes vor sich gegangen war. Ähnliches begegnet uns bei Fig. 1b derselben Tafel. Diese stellt uns aber das Entwicklungsstadium des gleichen Keimes dar, der in Fig. 1a, Taf. II, fast 3 Monate früher (22. Oktober 1913) aufgenommen wurde. In letzterer Figur ist von einer haftscheibenartigen Verdickung der Hypokotylspitze nichts zu sehen, obgleich von dieser aus schon sieher der Einbruch in den Nährast erfolgt war. Ebenso mangelt eine Haftscheibe dem in Fig. 4, Taf. I, wiedergegebenen Keim, obwohl der apikale Pol des Hypokotyls dem Nähraste angelegt erscheint. Häufiger fehlt eine apikale haftscheibenartige Verdickung am Hypokotyl, nicht selten aber findet sich lokal eine Ausbreitung hinter seiner Spitze oder das ganze Hypokotyl nimmt eine gedrungene walzige Form an und bleibt dabei relativ kurz. Ersteres ist z. B. an dem jungen Keimling in Fig. 3, Taf. I, zu sehen, letzteres an den relativ alten Keimungsstadien, die in den Figuren 7, Taf. I, und 3, Taf. II, vorliegen. Diese gedrungenen Hypokotyle weisen immer darauf hin, daß von ihnen bereits erfolgreich der Einbruch in die Wirtspflanze vollzogen wurde und mit großer Wahrscheinlichkeit zu erwarten ist, daß sie früher oder später eine Pflanze des Arccuthobium ergeben. Spät, ja sehr spät, erfolgt dies dann, wenn der Zweig des Juniperus, auf dem die Keimung erfolgte, noch jung und relativ schwächlich ist. Der in Fig. 7, Taf. I, wiedergegebene Keimling wurde am 29. Oktober 1913

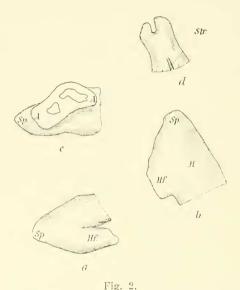
gezeichnet und mit Marke versehen. Erst am 8. Juli 1914 wurden die ersten (2) hervorbrechenden Knospen festgestellt.¹

Schon aus dem Voranstehenden ergibt sich, daß bei A. Orvedri nicht nur das polare Ende des Hypokotyls, sondern die ganze, dem Nähraste anliegende Flanke eines solchen befähigt ist, die Infektion des · Wirtes zu vollführen. Das wurde noch durch einige weitere Beobachtungen erhärtet. Von einer letzten, im Dezember 1913 angelegten Arccuthobium-Kultur, die besonders dazu bestimmt war, Material für einige zu untersuchende Jugendstadien zu liefern, wurde am 28. Juni 1914 ein Keimling in Alkohol konserviert, von dem angenommen werden konnte, daß er den ersten Einbruch in den Wirtsast schon vollzogen habe. Das war auch tatsächlich der Fall, doch die Verbindung mit dem Wirtsast war eine so zarte, daß sie durchriß, als es zum Schneiden kommen sollte. Das Hypokotyl wurde dann aufgehellt und untersucht. Die Bilder, die in Textfig. 2 a, b und c vorliegen, entstammen diesem Objekt; sie wurden mittels der Kamera mit Zeiß-Objektiv C, Okular II, skizziert und endlich auf zirka ein Drittel verkleinert. Ihre Vergrößerung ist sonach ungefähr 40 fach. Es handelt sich um Ansichten des Hypokotyls in drei Lagen und sie erweisen, daß sich an der dem Nähraste zugekehrten Seite desselben, hinter dem Scheitel des Hypokotyls eine Wucherung, gewissermaßen eine Haftfläche darstellend, ausgebildet hat. a und b sind Seitenansichten, c eine der Ventralseite. In dieser bezeichnet das umgrenzte Areal A die Ansatzfläche, die innerhalb derselben begrenzten Inseln aber Stellen, an denen die Zellen in das Wirtsgewebe eingedrungen waren.

Liegt schon hier gewissermaßen eine seitlich an dem Hypokotyl aufgetretene Haftscheibenbildung vor, die bei der Kleinheit des Objektes allerdings nur durch die

¹ Die Keimlinge, die Knospen bildeten und von denen also gesichert erschien, daß sie zu einer gelungenen Infektion geführt haben, wurden weiterhin als Pflanzen gezählt; sie erhielten ein Pappescheibehen als Marke und wurden fortlaufend numeriert. Der hier erwähnte Keim erhielt die Nummer 83.

mikroskopische Untersuchung nachgewiesen werden konnte, so bringt uns Textfig. 3 eine solche Bildung noch deutlicher zur Anschauung. Es handelt sich abermals um einen Keimling der im Dezember 1913 angesetzten Kultur. Da die Keimung im März 1914 stattgefunden haben dürfte, die Skizze aber am 1. Februar 1915 gemacht wurde (Vergrößerung zirka neunfach), kann für das Pflänzchen ein Alter von 10 bis



100

Vergrößerung zirka 40 fach; Erklärung im Texte.

11 Monaten angenommen werden. Hier tritt die Haftscheibe an der Ventralseite des Hypokotyls, von der aus offenbar der Einbruch in den Wirt erfolgte, ganz deutlich hervor und konnte schon bei Lupenvergrößerung wahrgenommen werden.

Es ist nun wahrscheinlich, daß ein solches Verhalten allgemein den Arten von Arceuthobium zukommt und daß die Bildung einer Haftscheibe am apikalen Ende, wie sie Peirce für A. occidentale angibt, nur einen möglichen Spezialfall darstellt, der sich ja auch bei A. Oxycedri findet.

Durch das Vermögen, lateral aus dem Hypokotyl in den Wirt vorzustoßen, unterscheidet sich aber Arccuthobium von Viscum, bei dem kein Fall dieser Art festgestellt ist und die Haftscheibe, die den Einbruch in den Nährast vorbereitet, ausnahmslos apikal am Hypokotyl entsteht.

Wie schon vorgreifend gesagt wurde (p. 324), kommt die Plumula des Keimlings nie zur Weiterentwicklung. Erkannt wurde diese Tatsache erst bei der zweiten Kulturreihe, die relativ früh junge Arceulhobium-Pflänzehen ergab. Die Keimung war an den im Kalthaus stehenden Wirtspflanzen reichlich erfolgt (vgl. p. 325); dies spricht dafür, daß die Keimungsbedingungen recht günstige gewesen sein müssen. Als mit Beginn Juni die Kalthäuser ausgeräumt wurden, ließ

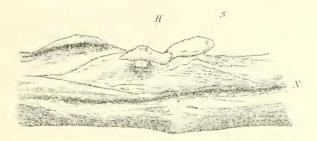


Fig. 3.

N Nährast, S Same, H Hypokotyl, zirka neunfache Vergrößerung.

ich zwei Juniperus-Pflanzen (I und IV) im Freilande, schattenseitig hinter dem Gewächshause, zwischen anderen Kalthausptlanzen aufstellen, die vier übrigen (II, III, VI und VII) aber in das Nordhaus des Botanischen Instituts übertragen. Die Erfahrungen der ersten Kulturreihe ließen mich annehmen, daß teils die Trockenheit der Luft im Freilande schädigenden Einfluß auf die Keimlinge nehmen kann, teils aber heftige Regen zu ihrer Abschwemmung führen. Jedenfalls waren die Kulturergebnisse im Nordhaus sehr befriedigende¹ und im allgemeinen die erfolgreicheren.

¹ Im September 1914 waren auf den im Jahre 1913 im Freiland aufgestellt gewesenen *Juniperus*: auf 1 5, auf IV 15 Pflanzen von *Arceuthobium* vorhanden. Zu gleicher Zeit auf den im Nordhaus kultivierten Wacholdern: auf II 11, auf III 12, auf VI 34 und auf VII 38 Pflanzen. Im allgemeinen war der Erfolg an den im Nordhaus aufgestellten *Juniperus* besser als an denjenigen, die im Sommer 1913 im Freilande gestanden waren. Andrerseits

Am 29. September 1913, also etwa 7 Monate nach der Keimung, wurde auf dem Juniperus III der in Fig. 1. Taf. III, zehnfach vergrößert wiedergegebene Keim beobachtet. Neben einem ungekeimt verbliebenen Samen sehen wir den verschrumpften Rest des gekeimten, dessen Hypokotyl unter einer Borkenschuppe hindurchgewachsen war, dann, wieder hervortretend, verbreitert erscheint. Von ihm aus war die intramatrikale Infektion vor sich gegangen. Unterhalb des Hypokotyls brach aus dem Innern der erste, am Thallus adventiv entstandene Arceuthobium-Sproß hervor. Diesem folgten bald weitere und auch der erste wuchs relativ schnell, wie die ungefähr einen Monat später angefertigte Fig. 2, Taf. III (Vergrößerung siebenfach) zeigt. Das ist eine Schnelligkeit der Entwicklung, welche die der Mistel weit übertrifft.1 Allerdings kann sie auch, wie noch darzulegen sein wird, eine viel geringere sein.

Daß die Sprosse von Arceuthobium nur adventiv gebildet werden und aus dem Innern des Wirtes hervorbrechen, geht allerdings schon aus den am natürlichen Standorte gemachten Beobachtungen Peirce's bei A. occidentale (vgl. seine weniger klare Fig. 20, Taf. IV, l. c.) hervor. Es scheint mir aber, daß Peirce zu wenig betont hat, daß der Embryo bei Arceuthobium gewissermaßen nur als Infektionsorgan dient. Bei der Mistel entwickelt er sich normalerweise zur Pflanze. Häufig stirbt wohl ihr plumulares Ende ab und brechen Adventivsprosse aus der Haftscheibe des Keimlings hervor. Ganz ausnahmsweise tritt aber auch bei der Mistel das ein, was bei Arceuthobium nahezu Regel ist, daß der ganze extramatrikale Keim abgestorben ist, aber von einem Rest lebend

trid auch hervor, daß der gewöhnliche Juniperus communis der Form intermedia, Abart compressa vorgezogen oder wenigstens leichter befallen wird. Auf ersterem (IV, VI, VII) wurden zusammen 87, auf letzterem (I, II, III) 34 Pflanzen erzielt.

Auch bei A. occidentale scheint nach Peirce die Entwicklung eine schnelle zu sein; p. 107 sagt er: »After the parasite has once formed a foot or holdfast on a pine branch the succeeding stages above described are passed through very rapidly. The vegetative branches emerge much sooner than one would naturally expect.«

gebliebenen, intramatrikalen Gewebes adventiv ein Sproß nach außen tritt. Ich habe diesen Fall an einer Legföhre, die am 10. März 1900 mit Kiefernmistelsamen belegt worden war, beobachtet. 10 Jahre später, als von dem an der betreffenden Stelle ausgelegten Samen äußerlich keine Spur mehr vorhanden war, konnte das Hervorbrechen mehrerer Adventivsprosse festgestellt werden.¹

Infolge des Mitgeteilten ist es erklärlich, daß der Embryo von Arceuthobium späterhin verschrumpft und vertrocknet, vielfach auch samt dem Samen, dem er entsprossen war, abgeworfen oder abgeschwemmt werden kann, trotzdem aber an den betreffenden Zweigen der Juniperus-Pflanzen Arceuthobium-Büsche hervorwachsen. Es sei an das schon mitgeteilte Ergebnis meiner zunächst für erfolglos gehaltenen ersten Kulturreihe erinnert. Der Embryo kann jedoch auch lange am Leben erhalten bleiben, ohne aber nach stattgefundenem Eindringen merklich zu wachsen oder gar zur Ausbildung extramatrikaler Sprosse Verwendung zu finden. Meist schrumpft er mehr oder minder, erfährt wellige Verbiegungen, verfärbt sich gelblich, allenfalls auch rötlich. Das plumulare Ende bleibt in der Regel in dem schrumpfenden Samenrest, dessen braune Hülle von den innersten Zellagen des Endokarps herrührt (vgl. Fig. 1b, 3 und 5b, Taf. II; Fig. 1, Taf. III); seltener wird diese Hülle abgestreift, die Plumula bleibt aber von einem Häutchen, der kutikularen Verdickung der äußersten Endospermzellage umgeben (Fig. 2, Taf. II, achtfach vergrößert). In einigen ganz vereinzelten Fällen wurde eine vollkommene Freilegung der Stammknospe des Embryos beobachtet, wo dann die kleinen Kotyledonen deutlich erkennbar sind (Fig. 4, Taf. II, siebenfach vergrößert).

Hier hätten wir wieder auf ein verschiedenes Verhalten des Keimlings von A. Oxycedri gegenüber jenem von A. occidentale nach Peirce hinzuweisen. Während ersterer in seiner

¹ Vgl. Heinricher, Experimentelle Beiträge zur Frage nach den Rassen und der Rassenbildung der Mistel (Zentralblatt für Bakteriologie und Parasitenkunde, II. Abt., 31. Bd. [1911], p. 282: »Spätes Sichtbarwerden eines Keimerfolges«).

Gänze lebend bleiben kann, und zwar lange, wie später noch mitgeteilt wird, soll bei letzterem nach Bildung der apikalen Haftscheibe (foot) der übrige Embryo vertrocknen; p. 106, l. c., heißt es: »Into this growing foot the material in the upper (cotyledonary) end of the embryo or seedling is transfered. In consequence this upper end strinks as the lower grows. In this foot differentiation begins, vascular tissues form, and then the central part of the foot grows out into the bark.«

Auch hier erhebt sich die Frage, ob das von Peirce geschilderte Verhalten des Keimlings nur einen Spezialfall unter den möglichen darstellt oder der Regel entspricht. Da es sich bei Peirce nur um Beobachtungen im Freilande handelt, erscheint ersteres wohl nicht unwahrscheinlich.

Auch das späte Einsetzen der Gewebedifferenzierung im Keimling und seine Beschränkung auf den apikalen fuß- oder haftscheibenartigen Teil würde ein von A. Oxycedri verschiedenes Verhalten sein. Wie sowohl Johnson für den Embryo des reifen Samens von A. Oxycedri als auch Peirce für jenen von A. occidentale angeben, ist an demselben in histologischer Beziehung nur die äußerste Zellage als Epidermis differenziert (vgl. Fig. 8, Taf. IV, meiner vorangehenden Abhandlung).

Alsbald nach dem Einsetzen der Keimung tritt jedoch in der Achse des Embryos ein Procambiumstrang auf. In Keimlingen, deren Hypokotyl etwa 1 mm lang geworden, die also etwa auf der Stufe stehen, welche die in Textfig. 1 skizzierten erreicht haben, ist ein solcher Strang schon stets nachzuweisen. Dieser Strang differenziert sich zu Tracheiden oder Tracheen und reicht bis unterhalb der reduzierten Plumula. Für den etwa 4 Monate alten Keimling, der p. 329 besprochen wurde und dessen Hypokotyl in Textfig. 2 (a. b, c) abgebildet ist, zeigt d derselben Figur das plumulare Ende und ist auch die Endigung des axilen Stranges in demselben eingezeichnet.

Der Verfolg der Entwicklungsvorgänge von Arceuthobium weist ferner deutlich darauf hin, daß der Parasit alsbald nach dem vollzogenen Einbruch des Keimes in den Wirt zunächst eine intensive Ausbreitung und

Ausgestaltung des intramatrikalen Teiles vornimmt. Schon aus den makroskopisch erkennbaren Verhältnissen ist das zu entnehmen, schlagender allerdings werden dies die in einer späteren Abhandlung zu beschreibenden mikroskopischen Studien über den intramatrikalen Teil erweisen.

Sehr bemerkenswert ist die wiederholt beobachtete Erscheinung, daß, wo ein Keim in unmittelbarer Nähe einer jungen Juniperus-Knospe eingedrungen war, sich dies zunächst in einer auffälligen chlorotischen Verfärbung dieser Knospe äußert. Das Parasitengewebe entzieht dem Wirte offenbar Stoffe, die sonst der Knospe zugute gekommen wären, wobei es dahingestellt bleibt, ob die chlorotischen Erscheinungen auf Eisen- oder Stickstoffmangel oder Mangel beider beruhen. Regelmäßig tritt aber nach einiger Zeit Rückgang'der Chlorose ein und die betreffende Knospe kann sich weiterhin ganz kräftig entwickeln. Dies ist wohl darauf zurückzuführen, daß bei hinreichender Erstarkung des intramatrikalen Teiles des Parasiten ein reicherer Zustrom von Baustoffen einsetzt; der Parasit wird gewissermaßen zu einem Attraktionszentrum für diese, und auch für die Juniperus-Knospe fällt nun eine genügende Menge solcher ab. Dieses Verhalten ist zunächst durch die Bilder 1a und 1b, Taf. II, veranschaulicht, die den gleichen Keim und die gleiche Juniperus-Knospe darstellen. Fig. 1a wurde am 22. Oktober 1913 (zehnfach vergrößert) gezeichnet. Die Lage des Keimes und die auffällige Chlorose der Juniperus-Knospe ließen annehmen, daß der Keim intramatrikal eingedrungen sei. Fig. 1b wurde ungefähr 3 Monate später entworfen (17. Jänner 1914, achtfach vergrößert). Die Chlorose der Juniperus-Knospe ist deutlich zurückgegangen. Der Samenrest erscheint geschrumpft; neben der Einbruchsstelle, unter der Hypokotylspitze und unterhalb der Juniperus-Knospe brechen von innen heraus die zwei ersten Arcenthobium-Knospen hervor.

Ganz ähnliche Verhältnisse zeigen die Bilder Fig. 5 a und 5 b, Taf. II. In Fig. 5 a (gezeichnet den 21. Oktober 1913, achtfach vergrößert) liegt eine stärkere Juniperus-Knospe vor, deren Herz auffallend chlorotisch verfärbt war. Am Grunde

der Knospen haftet das etwas verbreiterte Hypokotylende eines Arceuthobium-Keimlings. Fig. 5 b zeigt uns die Verhältnisse 6½ Monate später (gezeichnet 6. Mai 1914, siebenfach vergrößert). Die Juniperus-Knospe hat die Chlorose völlig verloren, sie ist zu einem Sproß ausgewachsen (die Zeichnung gibt nur seinen Basalteil). Der ausgesogene Samenrest wurde durch das zum Teil geschrumpfte und stark gekrümmte Hypokotyl in eine wesentlich verschiedene Lage gebracht. An der Eintrittsstelle des Hypokotyls ist eine starke Arceutlobium-Knospe hervorgebrochen, um sie herum eine Anzahl schwächerer; etwas weiter entfernt ist der Durchbruch noch einer wahrnehmbar.

Der Zeitpunkt, wann bei Keimlingen einer und derselben Kultur der Durchbruch des ersten (oder der) Adventivsprosses erfolgt, ist außerordentlich verschieden. Abgesehen davon, daß das Eindringen dem Keim oft rasch, oft aber erst recht spät gelungen ist, spielen hier die lokalen Verhältnisse im Wirte, sowohl Stärke des Nährastes, Reichtum oder Mangel an Nährstoffen, als auch individuelle Verschiedenheit der Wirtpflanzen, üppiges Gedeihen oder geringe Wüchsigkeit, eine Rolle.

Belegen wir das durch einige Beispiele.

Die Juniperus-Pflanze Nr. VII des Versuches ex Dezember 1912 erwies sich gewiß günstig für den Parasiten, denn bis September 1914 wurden auf ihr 38 Arceuthobium-Pflanzen nachgewiesen. Daß eine Keimung vollen Erfolg gehabt hat, erweist erst das Erscheinen der ersten durchbrechenden Arceuthobium-Knospe. Von dem Moment an spreche ich von einer Arceuthobium-Pflanze. Ich gebe nun eine Übersicht, wie bei den Revisionen von Juniperus VII nach und nach die Arceuthobium-Pflanzen festgestellt werden konnten.

¹ Die Pflanzen, die in den Kulturreihen gefunden wurden, erhielten eine mit Bastband befestigte, fortlaufende Nummer; über jeden Juniperus wurde eine eigene Tabelle geführt.

Juniperus VII, ex 1912.

Aussaat der Samen Dezember 1912, Keimung Februar, März 1913.

Tag der Revision		Anzahl der Pflanzen und ihre Nummer
8. Oktober	1913	1Nr. 2
10. November	1913	5 Nr. 8. 9, 10, 11, 12
20. November	1913	1Nr. 21
8. Jänner	1914	2Xr. 25. 27
3. Februar	1914	3Nr. 30, 31, 32
27. April	1914	5Nr. 38, 39, 40, 41, 42
3. Juli	1914	15Nr. 57, 58, 59, 60, 61, 62, 63, 64, 65, 66, 67, 68, 69, 70, 71
6. August	1914	2Nr. 72, 73
18 September	1914	4Nr. 95, 96, 97, 98
		Summe38

Man sieht, daß zwischen der ersten festgestellten Pflanze und den letzten ein Zeitraum von 11 Monaten liegt. Ebenso ist die Zahl der Triebe einer Pflanze nicht nur von ihrem Alter, sondern auch von der Gunst der lokalen Verhältnisse und ihrer dadurch bedingten Kräftigkeit stark abhängig. Nehmen wir wieder die Verhältnisse auf Juniperus VII und einige Daten von der Revision am 3. Juli 1914. Die erste (8. Oktober 1913) nachgewiesene Pflanze, Nr. 2 (vgl. die Tabelle), hatte an diesem Tage schon 32 durchgebrochene Knospen; die am 10. November 1913 nachgewiesenen fünf Pflanzen hatten (am 3. Juli 1914): Nr. 8 3 Knospen, Nr. 10 24 Knospen, Nr. 11 17 Knospen, Nr. 12 29 Knospen.

Ebenso verschieden ist bei den Pflanzen auch die Zeitdauer, durch welche der Keimling, von dem die Pflanze stammt, erhalten bleibt. Vielfach fehlt vom Samen und Keimling schon jede Spur, bei mancher Pflanze ist letzterer abgestorben und noch vertrocknet vorhanden, sehr oft und offenbar bei Keimlingen, die rasch eindrangen und gute Ernäh-

rungsverhältnisse trafen, bleibt das Hypokotyl (d. i. ja sozusagen der Keimling) sehr lange lebend erhalten.

Auch hiefür einige Beispiele von Juniperus VII. Bei der Revision am 3. Juli 1914 wurden 15 Pflanzen neu nachgewiesen. Davon war bei Nr. 57, 58, 59, 63 kein Keimling mehr vorhanden, bei Nr. 60, 62, 65, 66, 67, 68, 69, 71 aber noch das Hypokotyl lebend nachweisbar. (Für Nr. 61, 64, 70 mangeln die Vermerke.) Beispiele langen Erhaltens, d. h. Lebendbleibens des Hypokotyls, geben Fig. 3 und Fig. 5, Taf. III, die Pflanzen in natürlicher Größe vorführen; Fig. 3 am 14... Fig. 5 am 17. September 1914 gezeichnet. Die Pflanzen haben sich schon über eine größere Strecke im Wirte ausgebreitet, neben älteren Trieben sind in großer Zahl jüngere vorhanden. An der Basis des stärksten Triebes ist in beiden Fällen das lebende Hypokotyl des Keimlings vorhanden. Diese Hypokotyle sind noch Ende März 1915, also bei einem Alter der Pflanzen von gut 2 Jahren, lebend und eines hat das plumulare Ende aus dem Samenrest befreit, so daß die Kotyledonen mit der Lupe erkennbar sind.

Es ist verständlich, daß die ersten Sprosse der jungen Pflanze meist knapp an der Stelle erscheinen, wo seitens des Hypokotyls die Infektion der Nährpflanze stattgefunden hat, doch kommt, wenn auch mehr ausnahmsweise, das Hervorbrechen der Knospen auch etwas entfernt von der Einbruchsstelle vor. Das zeigt z. B. Fig. 2, Taf. II. Für das gewöhnliche Verhalten aber geben die Figuren 1b, 3, 4 und 5b, Taf. II, Belege. Fig. 4 zeigt die erste, stärkste Knospe oberhalb des Ortes, wo offenbar die erste Infektion erfolgte, die weiteren, zum Teil erst hervorbrechenden Knospen sind aber räumlich davon ziemlich weit entfernt.

Einen deutlichen Beleg für den Einfluß, welchen die Qualitäten der Nährpflanze auf die Entwicklung des Parasiten nehmen, gibt der Verfolg von Juniperus IV ex 1912. Im Gegensatze zu VII war dieser ebenfalls gewöhnliche J. communis durch geringe Wüchsigkeit ausgezeichnet, was im Tagebuche frühzeitig vermerkt wurde. Daß auf ihm gegenüber VII, wo im September 1914 38 Pflanzen bestanden,

gleichzeitig nur 15 nachgewiesen waren, kann weniger sicher auf qualitative Eigenschaften der Pflanze zurückgeführt werden. Die eine Pflanze wurde eben über Sommer 1913 im Nordhaus, die andere im Freiland gehalten, und letzteres mochte bei IV ein Vertrocknen oder Abschwemmen, kurz ein Zugrundegehen vieler Keime bewirkt haben. Aber die Art des Auftretens der Parasitenpflanzen und ihr Entwicklungsgang weisen deutlich auf die qualitativen Eigenschaften des Wirtes, respektive auf ihren Einfluß hin.

Während auf *Juniperus* VII vom 8. Oktober 1913 ab schon Pflanzen auftraten, und zwar sieben noch im Laufe von 1913, bis 27. April 1914 schon 17 vorhanden waren, wurde auf *Juniperus* IV erst am 2. Mai 1914 die erste Pflanze (Nr. 46) mit drei Knospen festgestellt. Am 9. Juli kam die zweite (Nr. 86) mit zwei Knospen hinzu und erst von da weiter war der Zuwachs ein reicherer; bei der Revision am 19. September 1914 waren 15 Pflanzen vorhanden.

Lehrreich ist es, an diesem Juniperus zu verfolgen. wie sehr sich der Parasit den Verhältnissen der Wirtspflanze anzubequemen vermag. Dieser Wacholder ist, wie gesagt, wenig wüchsig, hat, wie es scheint, unter Milbenbefall gelitten und ist relativ schwach benadelt. Nun haben wir ja überhaupt schon festgestellt, daß das Arcenthobium offenbar für die Ausgestaltung und Ausbreitung des intramatrikalen Teiles zunächst sorgt. Auf diesem Juniperus zeigt sich das ganz auffällig. An den Hypertrophien ist erkennbar, daß die einzelnen Pflanzen schon weite Bezirke ihrer Tragäste durchwuchert haben, mit Knospen tritt der Parasit aber nur sehr wenig hervor; ihre Zahl ist gering, vor allem aber sind - abgesehen von den besser situierten Pflanzen auf den Haupttrieben — die Knospen zumeist nicht über 1 mm hoch vorgeschoben. Die Pflanze hält ihre Triebe zurück, denn tatsächlich vermöchte der Wirt ihre Transpiration kaum zu decken und das würde für Wirt und Parasit den Untergang bedeuten. Als besonders augen-

¹ Bis 22. März 1915 sind drei weitere Pflanzen nachgewiesen.

fälliges Beispiel führe ich die Verhältnisse an, wie sie heute (3. Jänner 1915) bei Pflanze 103 auf *Juniperns* IV vorliegen. Diese Pflanze ist äußerlich fast nur durch die Hypertrophie am Tragast, dadurch aber sehr merklich, erkennbar. Diese Hypertrophie erstreckt sich auf eine Strecke von

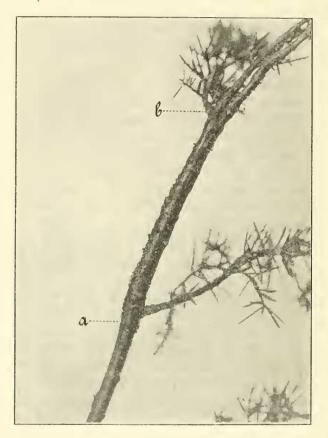


Fig. 4.

gut 6 cm, Knospen sind aber durch die Rinde nur sechs hervorgebrochen und die stärkste nur erreicht 1 mm Höhe. Alle Knospen liegen an der Oberseite des Sprosses und noch zahlreiche Hervorwölbungen entsprechen sicher angelegten, unter der Rinde verharrenden Knospen, die sich gewissermaßen nicht hervorzutreten getrauen. Textfig. 4 gibt den Juniperus-Ast mit dieser Pflanze in natürlicher Größe

wieder; zwischen a und b liegt das Areal, das der Parasit intramatrikal schon durchwuchert hat, was die recht merkliche, wenn auch nicht sehr starke Verdickung des Astes verrät. Auch treten an der oberen Seite die bereits durchgebrochenen oder noch von der Rinde gedeckten Knospen als Hervorwölbungen hervor.

Die geringe Zahl von hervorgebrochenen Knospen, bei der großen Ausdehnung, die der Parasit gewiß intramatrikal schon gewonnen hat, ist um so mehr bemerkenswert, als häufig ganz junge Pflanzen, die noch kaum zu einer merkbaren Hypertrophie geführt und im Wirte noch einen recht geringen Bezirk in Ausnutzung genommen haben, schon eine beträchtliche Zahl von Knospen hervorgeschoben haben (vgl. z. B. die Pflanzen Fig. 4 und Fig. 5 b, Taf. II). Ganz ähnliche Verhältnisse, wie sie für Pflanze Nr. 103 geschildert wurden, wenn auch weniger extrem, sind auch bei den anderen Pflanzen auf Juniperus IV vorhanden.

Das relativ rasche Weitergreifen des Parasiten in der Wirtspflanze habe ich auch bei der durch einige Jahre kultivierten Arceuthobium-Pflanze auf Juniperus communis beobachtet. Nachdem der aus Istrien bezogene, mit Arceuthobium behaftete Juniperus nach Monaten sein Wurzelsystem wieder gekräftigt hatte, war ein rasches Erobern neuen Wirtsgewebes durch das Arceuthobium festzustellen. Die neu hervorbrechenden Triebe erschienen sowohl abwärts auf dem Hauptstamm als oberhalb der ursprünglichen Besiedlungsstelle an den hier gehäuft vorhandenen Seitentrieben. Diese alle wurden vom Parasiten infiziert.

Die relativ rasche Ausbreitung des Parasiten zeigen auch die Skizzen der in Fig. 2, 3 und 5 auf Taf. III in natürlicher Größe wiedergegebenen Ptlanzen. An diesen Bildern tritt sowohl die reiche Knospenbildung als auch, besonders in Fig. 2, das Hypertrophischwerden des Tragastes hervor. Aus Fig. 3 und 5 kann man, weil die Hypokotyle der Keimlinge noch lebend vorhanden sind, entnehmen, daß das Vorschreiten von der primären Infektionsstelle sowohl basi- als akropetal erfolgt. Bei der Ptlanze Fig. 5 war feststellbar, daß der Parasit von dem unteren Aste, auf dem die Keimung

erfolgte, in der Gabelung schon auf den oberen übergegangen war. Die Figuren 3 und 5 zeigen gleichzeitig die stärksten Sprosse, die im September 1914 an den Pflanzen meiner Kulturen vorhanden waren.

Ich muß nun hervorheben, daß sich der Darstellung Peirce's zufolge A. occidentale von A. Oxycedri insofern recht verschieden zu verhalten scheint, als wir für letzteres ein rasches intramatrikales Fortschreiten des Parasiten schon makroskopisch, durch die zunehmende Strecke der hypertrophierten Tragzweige und die weite Strecke, über welche die ausbrechenden Knospen verteilt sind, feststellen können, während bei A. occidentale die dem Sitze einer Pflanze entsprechende Hypertrophie lokalisiert bleiben soll und weder aufwärts, noch abwärts ein Vorschreiten des Parasiten stattfindet. Im ganzen ein Verhalten, ähnlich dem von Viscum, wenigstens so lange die aus dem Keime hervorgegangene Pflanze intakt geblieben ist.

Peirce sagt p. 110: »At a point where there is a bunch of Arcenthobium of considerable size, the diameter of the branch may be three or even four times greater than just below. The infecting strands of the parasite do not grow for any distance upward and downward through the cortex of the host.« Zum Beleg führt er einen Schnitt durch das Holz des Wirtes 1 cm unterhalb eines Parasitenbusches vor, wo die Markstrahlen normal sind und kein Parasitengewebe vorhanden ist. Bei A. Oxycedri ist der Parasit intramatrikal selbstverständlich durch die ganze hypertrophierte Partie im Nähraste zu verfolgen, mikroskopisch aber noch weit über jene Stellen hinaus. Unterschiede sind aber zwischen beiden Arcenthobium-Arten, wie es scheint, mehrere vorhanden, worauf jedoch erst in der Abhandlung, die den Bau des intramatrikalen Teiles des Parasiten behandeln wird, einzugehen ist.

Hingegen ist das Verhalten von A. robustum, wie aus Mac Dougal's Abhandlung hervorgeht, dem von A. Oxycedri offenbar recht ähnlich; p. 169 sagt er: »The submerged portion of the parasite penetrates the branches of the host long

distances longitudinally, and where aërial shoots are given off the tissues of the host show abnormal structures, the branches undergoing enlargement, while the development of the nearest buds is variously checked and altered. Das zeigen auch deutlich die auf Taf. XVI wiedergegebenen. mit Arcenthobium besetzten Zweige der Pinus ponderosa.

Die Entwicklung des Keimes von A. Oxycedri zur Pflanze mit hervorbrechenden Sprossen kann sich, wie wir sahen, verhältnismäßig rasch vollziehen. Im günstigsten Falle war dies in 9½ Monaten nach der Aussaat, 7½ nach der Keimung erreicht, eine Entwicklungsschnelligkeit, welche die der Mistel weit übertrifft. Aber bei gleichzeitiger Aussaat und Keimung kann der Verlauf auch viel langsamer sein, sich um ein ganzes Jahr und mehr verzögern (die im September 1914 und am 22. März 1915¹ erst nachgewiesenen Pflanzen der Kultur vom Dezember 1912). Ja, die Verzögerung kann noch bedeutender sein, wie die Ergebnisse der Kultur vom Dezember 1911 zeigen. Überblicken wir die Verhältnisse, wie sie Juniperus IV dieser Kulturreihe, eine der beiden Pflanzen, die Erfolg gaben, zeigt.

Die ersten vier Pflanzen wurden am 4. Dezember 1913 festgestellt.² Am 8. Jänner 1914 waren fünf weitere zugewachsen, am 29. April 1914 eine, am 6. Juli 1914 wieder drei und die letzte am 25. September 1914. Bis diese letzte Pflanze erschien, also ein positiver Erfolg des Keimlings erwiesen war, verstrichen, von der Aussaat an gerechnet, $2^3/_1$ Jahre. Für diese verzögerte Entwicklung ist Ungunst der Verhältnisse verantwortlich zu machen. Die besiedelten Juniperus-Pflanzen standen in den Sommern 1912

¹ Bei der Durchsicht am 22. März 1915 wurden in dieser Kulturreihe sechs Pflanzen als neu hinzugekommene festgestellt.

² Die Pflanzen können allerdings schon früher erschienen sein; da die Kultur für erfolglos gehalten wurde, fand ab Jänner 1912 bis Dezember 1913 keine Untersuchung statt. Die Anzahl der bei den einzelnen Pflanzen hervorgebrochen gefundenen Sproßknospen: 4, 2, 15, 8 läßt allerdings vermuten, daß nur eine Pflanze wesentlich früher ihre ersten Adventivsprosse gebildet haben dürfte.

und 1913 im Freilande. Sie waren hier vorübergehend wohl zu großer Lufttrockenheit ausgesetzt,¹ auch mochten starke Regen Keimlinge abgeschwemmt haben, vielleicht unter Durchreißung des zarten Stranges, mit dem sie in den Wirt eingedrungen waren. Solche intramatrikale Reste des Parasiten, die in ihrer Ernährung und Kräftigung von den Vorräten des Endosperms abgeschnitten sind, mögen, wenn sie nicht zugrunde gehen, viel längere Zeit zur Erstarkung bedürfen und erst spät zur Bildung von Adventivsprossen gelangen.

Im Zusammenhang mit den Verhältnissen, unter denen die Pflanzen auf dem Juniperus IV ex 1911 erwuchsen, steht es auch, daß nur bei einer der 14 Pflanzen noch ein lebendes Hypokotyl nachgewiesen werden konnte;² bei zweien war es noch im vertrockneten Zustande vorhanden, bei allen übrigen fehlte jede Spur vom zugehörigen Keimling und Samen.

Es ist erklärlich, daß Juniperus-Pflanzen, die überreichlich vom Parasiten besiedelt sind, diesem endlich unterliegen. Wenn man die ganz verblüffend weitgehende Durchsetzung des Wirtsgewebes, sowohl der Rinde als des Holzkörpers, kennt, dann muß man über die Widerstandskraft des Juniperus staunen. Nachdem auf zwei Juniperus communis die Zahl der aufgegangenen Pflanzen besonders hoch war, auf einem 34, auf dem anderen 38 betrug, ist es nicht zu verwundern, daß schon die jugendlichen Arccuthobium-Pflanzen zum teilweisen Absterben der Wirte führten. Von dem mit 34 Arceuthobien besiedelten Juniperus war am 12. August einer der Hauptäste mit seinen Verzweigungen abgedorrt. Auf ihm befanden sich 15 Pflanzen des Parasiten. An dem kräftigeren Juniperus, mit 38 Arceuthobien, ist nur ein Seitenzweig des Hauptstammes mit zwei Pflanzen vertrocknet. An dem Hauptstamme haben sich

¹ Daß Arcenthobium ein ozeanisches Klima mit größerer Lustfeuchtigkeit werlangt, erweisen die Standorte, welche es besiedelt. Zur Zeit der Reifung der Frischte und für die Keimungsperiode erscheinen die Ansprüche nach dieser Richtung erhöht.

² Dieses muß bei der Untersuchung im Jänner 1913 übersehen worden sein, was bei der Kleinheit der Keimlinge wohl leicht verständlich erscheint.

besonders viele Pflanzen entwickelt, die intramatrikal offenbar ineinander übergreifen; ihre Grenzen sind auch äußerlich nicht mehr feststellbar.

Auf eine Strecke von 33 cm erscheint der Hauptstamm einheitlich hypertrophiert; der Oberfläche entspringen zahllose



Fig 5.

bis 2 cm hohe Triebe des Parasiten. Ein Fachkollege, der das Objekt sah, meinte, »das wären ganze Arceuthobium-Wiesen«. Textfig. 5 gibt ein Stück des Hauptstammes dieses Juniperus mit der Unzahl ihm entspringender Arceuthobium-Sprosse, nach (am 20. Jänner 1915 gemachter) photographischer Aufnahme in natürlicher Größe wieder.

Hier veranlaßten das Absterben des Seitenzweiges offenbar nicht die ihm aufsitzenden zwei Parasitenpflänzchen, sondern der Zweig war infolge der starken Aussaugung, die der Hauptstamm erfährt, von diesem nicht mehr mit den nötigen Nährsubstanzen versorgt, für ihn fiel nichts mehr ab.

Die Schädigung des Wirtes durch das A. Oxycedri ist auch in dem Referat über Skrobischewsky's Arbeit erwähnt. Ein gleiches geht für A. robustum aus Mac Dougal's Abhandlung hervor. Im Text erwähnt er zwar nur die Hypertrophien und Torsionen, welche die befallenen Wirtszweige erfahren, doch auf Taf. XV ist in Fig. A eine Pinus ponderosa nach photographischer Aufnahme wiedergegeben, von der es in der Tafelerklärung heißt: »dying from the effects of the parasite«.

In gleicher Weise schädigt offenbar auch A. occidentale die Wirtsbäume. Peirce sagt p. 101: »Some young trees in the thickets were dead, from no other apparent cause than the great number of Arcenthobium plants which they had borne.«

Zusammenfassung der Ergebnisse.

Die Keimung der Arceuthobium-Samen ist an das Vorhandensein von Licht und, wie es scheint, eines organischen Substrates gebunden, erfordert eine relative Luftfeuchtigkeit von 70 bis $80^{\circ}/_{\circ}$ und eine Temperatur von ungefähr 20° C. Sie tritt zu verschiedener Zeit ein, was zum Teil mit der ungleichzeitigen Reifung der Beeren zusammenhängen wird. Die im Laufe des Dezember vorgenommenen Aussaaten ergaben Keimlinge zwischen dem 20. Jänner bis in den Mai. Am natürlichen Standorte dürfte die Keimung hauptsächlich im März erfolgen.

Die künstliche Aufzucht von Pflanzen gelang sowohl auf gewöhnlichem Juniperus communis, als auf

¹ p. 78, l. c., heißt es: »Der Ansicht Reincke's zuwider übt A. Oxyccelri auf die ihm als Substrat dienende Pflanze eine schädliche Wirkung aus. Nach den Beobachtungen des Verfassers werden die vom Schmarotzer befallenen Zweige gelb und vertrocknen.«

der diesem zugehörigen Form intermedia, Abart compressa. Auf ersterem waren die Erfolge reicher; auf letzterem dürfte der Einbruch des Parasiten größerem Widerstand begegnen.

Wie alle Loranthaceen hat auch Arceulhobinm einen wurzellosen Embryo, dessen Hypokotyl stark entwickelt ist, während Plumula und Kotyledonen sehr rückgebildet sind. Der Embryo dient nur der Infektion des Wirtes, die vom Hypokotyl aus erfolgt. Die ganze primäre Achse des Keimlings erfährt niemals eine Weiterentwicklung zur Pflanze, alle Sprosse des Parasiten werden intramatrikal, als adventive Bildungen am Thallus des Parasiten, angelegt.

Das Hypokotyl ist ausgesprochen negativ phototropisch.

In seltenen Fällen sind im Samen zwei entwicklungsfähige und zur Keimung gelangende Embryonen vorhanden.

Das Aussehen der Keimlinge wechselt, je nachdem, ob die Infektion des Wirtes früh oder spät gelingt. Im ersteren Falle bleibt das Hypokotyl kurz und sieht gedrungen aus, im letzteren erfährt es eine beträchtliche Verlängerung. Manche Keimlinge erschöpfen ihre Kraft in diesem Längenwachstum und gelangen überhaupt nicht zum Einbruch in den Wirt.

Das Hypokotyl kann mit seiner Spitze, wie bei der Mistel, aber auch an der dem Substrat zugekehrten Flanke zum Einbruch in den Wirt schreiten. Letzterer Vorgang, der am Mistelhypokotyl nie beobachtet wurde, scheint der häufigere zu sein. In beiden Fällen kann es zur Bildung einer haftscheibenartigen Verbreiterung kommen.

Der Keimling, der im Samen außer einer Epidermis keine Gewebedifferenzierung aufweist, bildet gleich nach Keimbeginn ein axiles Procambiumbündel aus, das von unterhalb der Plumula bis gegen

das Hypokotylende reicht und zu einem Tracheidenstrang wird.

Der erste Sproß, der seitens eines Keimlings nach stattgefundener Infektion aus dem Nähraste hervorgeschoben wurde, gelangte 7 Monate nach der Keimung zur Beobachtung. Das ist eine Entwicklungsschnelligkeit, die jene der Mistel weit übertrifft. Allerdings kann die Entwicklung aber auch viel langsamer vor sich gehen und können 18 Monate, ja auch 23/, Jahre und vielleicht mehr verlaufen, bis der erste Sproß nach außen vorbricht. Darauf haben sehr verschiedene Umstände Einfluß. Früheres oder späteres Gelingen des Einbruches in den Wirt, äußere Verhältnisse, lokale im Wirte (Nährstoffreichtum oder -mangel, Alter des Zweiges), individuelle Verschiedenheiten der Nährpflanzen (größere oder geringere Wüchsigkeit usw.). Von den gleichen Umständen ist auch die Anzahl der Sprosse in hohem Maße abhängig, die an Pflanzen gleichen Alters vorhanden sind.

Der extramatrikal an der Nährpflanze befindliche Keimling kann relativ früh absterben, er kann samt den Resten des Samens, dem er entstammt, abfallen oder abgeschwemmt werden, es entsteht, wenn eine intramatrikale Infektion erfolgt war, doch eine Arcenthobium-Pflanze.

Der Keimling kann aber auch lange lebend bleiben; an zweijährigen Pflanzen mit zahlreichen Sprossen, deren stärkste 2 cm hoch sind, ist er noch lebend und gut erhalten nachzuweisen. Auch befreit er hie und da die Plumula aus dem Samenrest, so daß die Keimblätter sichtbar werden. Solche Langlebigkeit des Embryos scheint dann vorzukommen, wenn rasch eine kräftige Ernährung seitens des Wirtes erzielt wurde.

Schon makroskopisch ist feststellbar, daß der Parasit nach dem Eindringen zunächst an der Ausgestaltung und Ausbreitung seines intramatrikalen Teiles, seines Absorptionssystems, tätig ist.

A. Oxycedri zeigt in hohem Maße das Vermögen, sich den Verhältnissen der Nährpflanze anzupassen.

An nicht wüchsigen Pflanzen breitet er sich vorwiegend intramatrikal aus, was aus der Hypertrophie der Zweige erkennbar wird, zögert aber, seine Sprosse auszusenden, deren Transpiration ihm und dem Wirte gefährlich werden könnte.

An jungen Knospen des Juniperus, neben denen ein Arceuthobium-Keim eingedrungen ist, äußert sich seine Wirkung in auffallender Chlorose. Späterhin erfolgt aber ein Rückgang der Erscheinung und werden die Triebe wieder normal grün.

Schon die jugendlichen, etwa 1½ jährigen Pflanzen vermögen, wenn ihre Zahl groß ist, das Absterben der Sprosse des Juniperus zu bewirken.

Die Blühreife tritt im dritten Jahre nach der Keimung ein.1

¹ Diese Ergänzung zu geben, war erst bei der Druckkorrektur möglich. Sowohl bei den Pflanzen der Kultur von 1911, als bei jenen von 1912 ist seit längerer Zeit Blütenansatz, besonders an den männlichen Pflanzen, leicht erkennbar. Z. B. lassen sich am *Juniperus*, von dem ein mit *Arceuthobium* besetzter Teil der Hauptachse in Textfig. 5 abgebildet ist, jetzt (21. Juli 1915) auch schon die männlichen und weiblichen Pflanzen des Parasiten unterscheiden.

Erklärung der Abbildungen.

Mit wenigen Ausnahmen sind die Bilder von einer Kulturreihe gewonnen, die Mitte Dezember 1912 angelegt wurde. Die Keimungen erfolgten Februar und März 1913. Bei Bildern, die aus einer früheren Kultur gewonnen wurden, wird das besonders hervorgehoben.

Tafel I.

- Fig. 1. Juniperus-Sproß mit aufliegendem keimenden Samen in natürlicher Größe. Auf den Keimling weist der Pfeil hin.
- Fig. 2. Derselbe Same mit dem ausgetretenen Hypokotyl, zehnfach vergrößert. Fig. 1 und 2 von einer im Dezember 1911 vorgenommenen Aussaat stammend, am 26. März 1912 gezeichnet.
- Fig. 3. Ein etwas älterer Keimling; das Hypokotyl etwas weiter vorgeschoben und seitlich lappig erweitert. Von der Kultur ex 1911, ebenfalls am 26. März 1912 gezeichnet, zehnfach vergrößert.
- Fig. 4. Keimling aus der gleichen Kultur wie die vorigen, zehnfach vergrößert, gezeichnet am 10. Dezember 1912. Der Keimling hat das Ende des Hypokotyls oberhalb eines Blattes dem Nähraste angelegt und ist wohl hier eingedrungen. Von der Samenhülle sieht man die befestigenden Schleimfäden nach der Unterlage streichen.
- Fig. 5. Zwei Keimlinge mit lang ausgewachsenem Hypokotyl an dem Nähraste. Der eine Keim abgestorben. An beiden Keimlingen ist die negativ phototrope Reaktion des Hypokotyls erkennbar. Dasjenige des lebenden wurde vom Nähraste abgelenkt. Vergrößerung neunfach, gezeichnet den 21. Oktober 1913.
- Fig. 6. N\u00e4hrast mit aufliegendem Samen, aus dem zwei Keimlinge hervorgetreten sind. Die Hypokotyle zeigen gleichsinnige, durch das Licht induzierte, negativ phototrope Kr\u00fcmmung. Achtfach vergr\u00fc\u00e4fert; gezeichnet am 23. Dezember 1913.
- Fig. 7. Keimling mit auffallend gedrungenem Hypokotyl. Der abstehende Same mit zahlreichen Schleimfäden am Nähraste befestigt. Vergrößerung ungefähr zehnfach, gezeichnet am 29. Oktober 1913. Aus dem schwachen Juniperus-Zweige kamen erst am 8. Juli 1914 die ersten (zwei) diesem Keim entstammenden Arceuthobium-Knospen zum Vorschein.

Tafel II.

Fig. 1a. Keimling mit langem Hypokotyl, dessen Scheitel wohl in das Innere des Wirtes ausgewachsen ist. Die darüber sich befindende, jugendliche Knospe des Wacholders war auffallend chlorotisch. Vergrößerung zehnfach, gezeichnet am 22. Oktober 1913.

- Fig. 1b. Dieselbe Pflanze achtfach vergrößert, gezeichnet am 17. Jänner 1914. Same und Hypokotyl erscheinen mehr minder verschrumpft, da-Hypokotylende etwas haftscheibenartig verbreitert; seitlich davon brechen die ersten Sproßknospen hervor. Die Chlorose der Juniperus-Knospe ist stark zurückgegangen.
- Fig. 2. Keimling mit mehr minder faltigem Hypokotyl. Das plumulare Ende des Keimlings ist von einer häutigen Membran umhüllt (die stark cuticularisierte Außenwandung der äußersten Endospermschicht), dahinter der erste Sproß; die Samenschale ist verschwunden. Zwei Arceuthobium-Sprosse sind einigermaßen entfernt vom Einbruchsort hervorgetreten. Vergrößerung achtfach, gezeichnet am 7. Mai 1914.
- Fig. 3. Keimling mit kurzem gedrungenen Hypokotyl, noch im Zusammenhang mit dem verschrumpften Samen. Nahe der Einbruchsstelle tritt der erste Sproß hervor, Vergrößerung zehnfach, gezeichnet am S. Oktober 1913.
- Fig. 4. Keimling, der das plumulare Ende mit den Kotyledonen freiliegend zeigt. Samenhülle verschwunden. Hypokotyl faltig, zum Teil geschrumpft. Unmittelbar neben der Einbruchsstelle eine starke Knospe des Parasiten, drei weitere, zum Teil noch im Hervorbrechen, in größerer Entfernung. Vergrößerung siebenfach, gezeichnet am 2. Mai 1914.
- Fig. 5a. Keimling mit dem Hypokotylscheitel unterhalb einer Juniperus-Knospe eingedrungen. Das Herz der Knospe auffallend chlorotisch. Vergrößerung achtfach, gezeichnet den 21. Oktober 1913.
- Fig. 5b. Dieselbe Pflanze, siebenfach vergrößert, gezeichnet den 6. Mai 1914. Die *Inniperus*-Knospe ist zu einem normalen Trieb ausgewachsen (gezeichnet ist nur seine basale Partie), die Chlorose ist vollständig gewichen. Das Hypokotyl hat unter Schrumpfung stärkere Lageveränderung erfahren. An der Einbruchsstelle ist eine starke Arcenthobium-Knospe ausgetreten, seitlich sind schwächere vorhanden: eine solche steht weiter entfernt.

Tafel III.

- Fig. 1a. Juniperus-Zweigstück mit einer jungen Arceuthobium-Pflanze. Der zugehörige Samenrest sieht verschrumpft aus (daneben rechts ein zweiter, noch praller Same); das ausgetretene Hypokotyl wuchs zunächst unter eine Borkenschuppe und trat dann wieder hervor. Wo es endet, brach aus dem Innern eine Arceuthobium-Knospe hervor. Beispiel einer sehr raschen Entwicklung; 7 Monate nach der Keimung bricht der erste Sproß hervor. Gezeichnet am 6. Oktober 1913. zehnfach vergrößert.
- Fig. 1b. Dieselbe Pflanze, gezeichnet am 4. November 1913, siebenfach vergrößert. Der erste Sproß ist betrüchtlich gewachsen, ober und unter ihm ist je ein neuer Sproß hervorgekommen; ein weiterer beginnt durchzubrechen.

- Fig. 2. Habitusbild einer Pflanze in natürlicher Größe, gezeichnet am 9. Mai 1914. Dem *Juniperus-*Zweige entspringen *Arceuthobium*-sprosse in großer Zahl; auch die Hypertrophie des Nährastes wird erkennbar.
- Fig. 3. Juniperus-Aststück mit Arcenthobium-Pflanze in natürlicher Größe, gezeichnet am 14. September 1914. Zahlreiche Sprosse des Parasiten sind hervorgebrochen oder befinden sich im Durchbruche, Am Grunde des ältesten Sprosses ist das noch lebende Hypokotyl des Keimlings vorhanden; der mit H bezeichnete Pfeil weist nach der Stelle hin.
- Fig. 4. Stück eines Juniperus-Sprosses mit Seitenzweigen. In der Achsel der rechten Auszweigung befindet sich eine junge Arceuthobium-Pflanze, deren Trieb zu den größten damals in den Kultureher vorhandenen gehörte. Gezeichnet am 4. Mai 1914 in natürlicher Größe. Im Bilde ist noch ein zweiter, kleinerer Sproß des Arceuthobium sichtbar. Der Fall ist insofern vom gewöhnlichen Verhalten abweichend, als der erste Trieb ungewöhnlich rasch gefördert erscheint, während die Zahl gebildeter Sprosse beschränkt blieb.
- Fig. 5. Sproßstück des Juniperus mit junger Arceuthobium-Pflanze in natürlicher Größe, gezeichnet am 17. September 1914. Die Pflanze hat schon zahlreiche Triebe entwickelt und die erst entstandenen sind schon verzweigt. Am Grunde des ersten, stärksten Triebes ist der noch lebende Embryo vorhanden; seine Plumula steckt im Samenrest. Sehr deutlich ist erkennbar, daß von der Infektionsstelle aus die Ausbreitung des Parasiten sowohl nach der Spitze als nach dem Grunde erfolgt.